Revue suisse Zool.	Tome 91	Fasc. 4	p. 1007-1015	Genève, décembre 1984

Qualitative und quantitative Angaben zur Nahrungswahl des Dachses *Meles meles* im Schweizerischen Mittelland [1]

von

G. STOCKER * und P. LÜPS **

Mit 2 Abbildungen

ABSTRACT

Qualitative and quantitative aspects of food-consumption of badgers *Meles meles* **in Swiss Midlands.** — The quality and quantity of 138 stomach-contents of the badger are analyzed. 85 stomachs contained more than 20 ml strained and squeezed food items. In winter (Dec.-Febr.) the percentage of empty stomachs is highest. The average stomach filling increases quarterly from spring to autumn. The most important components were earthworms (25%), cherries (18%), corn (15%), wasps (13%) and prunes (11%). The absolute earthworm-volume remains strikingly constant throughout the year. Cherries, corn, wasps and prunes are eaten in large quantities when present. Changes in energy input during the year are discussed.

EINLEITUNG

Untersuchungen zur Nahrungswahl des Dachses aus England (NEAL 1977), Schottland (KRUUK 1978, KRUUK & PARISH1981, 1982), Dänemark (ANDERSEN 1954), Schweden (SKOOG 1970), Frankreich (MOUCHÈS 1981) und der Schweiz (RAHM & BORN 1976) weisen auf eine grosse Anpassungsfähigkeit des Dachses an das lokal und zeitlich zur Verfügung stehende Nahrungsangebot hin. Dabei wird namentlich in den Arbeiten aus Grossbritan-

[1] Poster vorgelegt an der Jahresversammlung der SZG am 3.3.1984 in Freiburg.

* Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel, Schweiz.
** Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, CH-3005 Bern, Schweiz.

nien auf die hohe Bedeutung von Erdwürmern *(Lumbricidae)* aufmerksam gemacht. Eine wesentliche Rolle spielt dabei auch pflanzliche Nahrung. Die den meisten dieser Untersuchungen zugrunde liegende Kot-Analyse lässt zwar den Dachs am Leben, erschwert aber die Beantwortung gewisser Fragen im Hinblick auf die quantitative Erfassung der Beuteanteile. Mit den vorliegenden Daten von Mägen, die sowohl qualitativ wie quantitativ untersucht werden konnten, sollen Hinweise auf die Nahrungsstrategie des Dachses im landwirtschaftlich intensiv genutzen schweizerischen Mittelland vorgelegt werden.

MATERIAL

Alle 138 Mägen stammen von Dachsen, die im Zeitraum von 1973 bis 1982 getötet worden waren; dem Strassen- und Eisenbahnverkehr fielen 76 zum Opfer, 45 wurden durch Wildhüter zum Schutz landwirtschaftlicher Kulturen erlegt und 17 mit unbekannter Todesursache gefunden. Ueber die altersmässige Zusammensetzung, das Geschlechterverhältnis und die jahreszeitliche Verteilung gibt Tabelle 1 Auskunft (s. auch LÜPS 1984). Sämtliche Dachse stammen aus den bernischen Amtsbezirken Bern, Konolfingen und Seftigen. Das rund 650 km^2 umfassende Gebiet liegt in den Einzugsgebieten von Emme und Aare und gehört zum Mittelland und zum Westrand des Emmentals. Es weist einen Waldanteil von 30% und eine landwirtschaftliche Nutzfläche von 57% auf. Die tiefsten Punkte liegen bei 480 m NN, die höchsten bei 2100 m NN; die hier untersuchten Dachse wurden alle zwischen 500 und 950 m NN getötet. Ueber Grösse und Struktur der Dachspopulation liegen kaum zuverlässige Angaben vor. Auf der Herbstjagd 1982 und der Herbst-Winterjagd 1982/83 erlegten die Jäger hier 45 Dachse (A. Budde, pers. Mitt.).

Von den meisten Tieren war das Todesdatum auf mindestens zwei Tage genau bekannt. Erst ab 1976 wurde versucht, durch Rückfragen Auskunft über die Tageszeit des Abschusses oder des Unfalls zu erhalten. Bei sehr vielen der tot gefundenen Dachse liess sie sich aber nicht mehr eruieren. Als Jungtiere werden hier Dachse aus dem ersten Kalernderjahr bezeichnet. Die jahreszeitlich unterschiedliche Unfallhäufigkeit und die Bereitwilligkeit der Wildhüter, schadenstiftende Individuen zu erlegen, beeinflussten die Einlieferung zeitlich und räumlich. Schäden von Dachsen an landwirtschaftlichen Kulturen wiederum sind saisonal bedingt (1982 erfolgten 59% der Schadenmeldungen an das kantonale Jagdinspektorat im Monat September und betrafen fast ausschliesslich Maiskulturen). Da ganze Kadaver eingeliefert wurden, entfielen Verfälschungen des Bildes durch subjektive Kriterien weitgehend (Dachs-„Freunde" liefern leere Mägen, Dachs-„Hasser" volle Mägen ab, SKOOG 1970, p. 19). Die Tatsache, dass während 10 Jahren gesammelt wurde, gewährleistet einen repräsentativen Querschnitt, welcher „Spitzenjahre" eines Nahrungsanteils weitgehend verwischt.

METHODE UND AUSWERTUNG

Der Mageninhalt der ans Naturhistorische Museum Bern eingelieferten Dachse wurde gewogen und in 4% igem Formol fixiert. Die Analyse im Naturhistorischen Museum Basel folgte weitgehend einem z.B. von KNABLE (1970) bei Nahrungsuntersuchungen am Nordamerikanischen Rotfuchs gewählten Vorgehen: Der Mageninhalt wurde in einem feinen Sieb (1 × 1,5 mm Maschenweite) mit kaltem Wasser durchgespült. In einem mit Wasser gefüllten Sezierbecken folgte das Aussortieren der einzelnen Nahrungsbestandteile (Identifikationsniveau siehe Kap. „Resultate"). Deren Ueberschusswasser wurde anschliessend im Sieb aus-

gepresst und ihr Feuchtvolumen anhand der verdrängten Wassermenge in einem Messzylinder auf 1 ml Genauigkeit bestimmt. Volumina von <1 ml wurden als Spuren notiert. Das sortierte Material wird vorläufig in 75%-Alkohol aufbewahrt.

ANDERSEN (1954) und SKOOG (1970) fanden bei ihren Untersuchungen an dänischen und schwedischen Dachsen 50% bzw. 47% der Tiere mit „leeren" Mägen, ohne aber Hinweise zu geben, wann ein Magen als „leer" zu bezeichnen ist. Da sich in unserem Material neben dem bei leeren Mägen meist vorhandenen Schleim noch vereinzelt Grashalme oder Chitinresten fanden, haben wir bei 20 ml eine Aufteilung des Materials vorgenommen: Nur Mägen mit mehr als 20 ml Inhalt wurden für die Ermittlung der aufgenommenen Nahrungsmenge und für die qualitative Analyse berücksichtigt. „Leere" Mägen (⩽20 ml) dienten lediglich als Ergänzung der Resultate. Entweder handelt es sich um Dachse, die lange Zeit nach der letzten Nahrungsaufnahme den Tod gefunden, oder um solche, die erst wenig Nahrung zu sich genommen hatten. Beide Möglichkeiten liefern ein sehr unvollständiges Bild der im Laufe einer Nacht normalerweise gefressenen Nahrung.

Da aus einigen Monaten nur wenige oder gar keine Mägen vorhanden waren (Tab. 1), wurden jeweils drei Monate zu einem Quartal zusammengefasst: Frühjahr (März bis Mai), Sommer (Juni bis August), Herbst (September bis November) und Winter (Dezember bis Februar).

TAB. 1.

Die eingelieferten Mägen in Abhängigkeit von Monat, Geschlecht und Alter.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
♂ ad	3	3	—	4	2	6	8	6	4	1	1	2	40
juv.						1	3	6	1	3	—	—	14
♀ ad	1	1	8	8	11	9	8	9	12	3	3	—	73
juv.						2	2	2	3	—	2	—	11
Total	4	4	8	12	13	18	21	23	20	7	6	2	138

RESULTATE

1. QUANTITATIVE ANALYSE

Von den 138 Mägen enthielten 85 mehr als 20 ml abgesiebten Inhalt. Bei den Jungtieren fanden sich häufiger „leere" Mägen als bei den Adulten (Tab. 2). Bei den adulten Dachsen war der Anteil „leerer" Mägen im Winter am höchsten (Tab. 2). Im Herbst enthielten 80% der Mägen mehr als 20 ml Inhalt. Unter Weglassung der „leeren" Mägen finden sich bei den Adulten Durchschnittsvolumina von 159,7 ml bei den ♂, von 168,6 ml bei den ♀ (Tab. 3). Geringere Mageninhalte fanden sich erwartungsgemäss bei den Jungtieren (119,9 ml). Vom Frühjahr zum Herbst nimmt der Füllungsgrad schrittweise zu. Die höchsten Einzelwerte erreichten zwei ♀ mit 524 ml im Mai und 504 ml im September. Als Ergänzung seien an dieser Stelle die höchsten Gewichte erwähnt: 1212 g (♀, September, Würmer), 1205 g (♀, September, Zwetschgen), 1075 g (♀, Mai, Würmer).

TAB. 2.

Füllungsgrad der Mägen („leer“ = ⩽20 ml; mit Inhalt = >20 ml) nach Quartalen.

	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter	Total
♂ ad Inhalt					
>20 ml	6	8	6	4	24 = 60%
„leer"	—	12	—	4	16
♀ ad Inhalt					
>20 ml	18	16	14	—	48 = 65,7%
„leer"	9	10	4	2	25
♂/♀ Inhalt					
juv >20 ml		9	4	—	13 = 52%
„leer"		7	5	—	12

TAB. 3.

Durchschnittsvolumina der Mageninhalte in Milliliter, in Abhängigkeit von der Jahreszeit (in Klammer: Anzahl Mägen).

	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter	Total
♂	106,3 (6)	171,8 (8)	221,8 (6)	122,5 (4)	159,7
♀	113,4 (18)	171,6 (16)	236,1 (14)	— (—)	168,6
♂ + ♀ ad	111,6	171,6	231,8	122,5	165,6
juv.		114,4 (9)	132,0 (4)	—	119,9

Quantitative Nahrungsverteilung im Tagesverlauf

Von 28 im Sommer oder Herbst eingelieferten Dachsen war die Stunde des Unfalls oder Abschusses bekannt. Keines der vor 22 Uhr getöteten Individuen hatte Nahrung im Magen. Füllungen von mehr als 200 ml fanden sich erst bei Unfällen bzw. Abschüssen nach 02 Uhr.

2. QUALITATIVE ZUSAMMENSETZUNG DER NAHRUNG

Das Gesamtvolumen aller 72 analysierten Mägen adulter Tiere mit mehr als 20 ml Inhalt ergibt 11.924 ml (=100%). Als wesentlichste Komponente treten in abnehmender Reihenfolge auf: Regenwürmer, Kirschen, Mais und Wespen (Tab. 4). Dieser Befund wird

durch die geringe Anzahl Mägen im Winterquartal etwas verfälscht, da zu diesem Zeitpunkt dominierende Nahrungsteile im Gesamtspektrum untervertreten sind. Die quartalsweise Unterteilung des Jahresspektrums in absoluten Zahlen gibt das bessere Bild (Abb. 1):

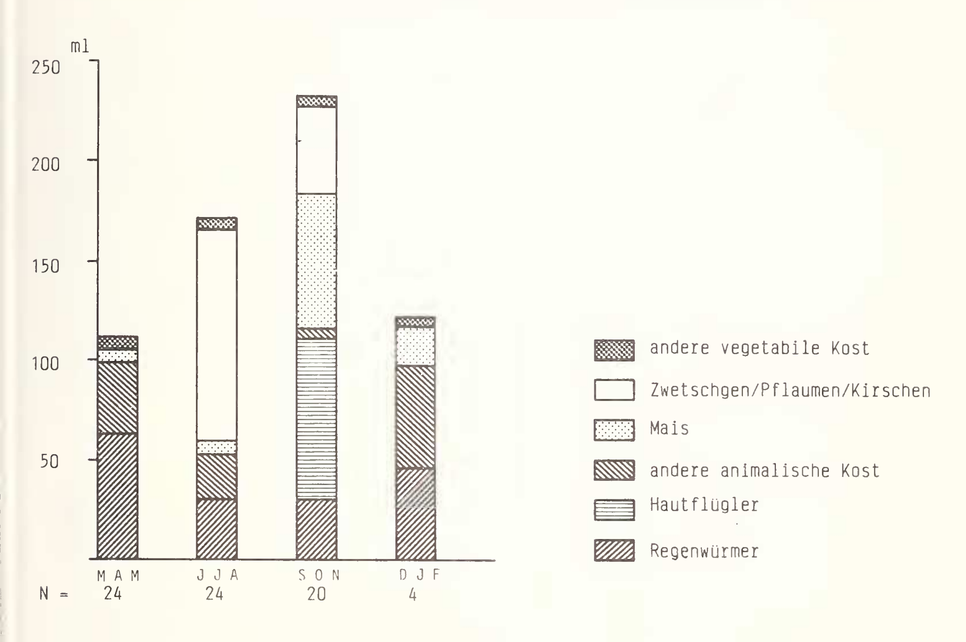


ABB. 1.

Durchschnittliche Magenfüllung (qualitativ/quantitativ) pro Quartal, in Milliliter.
Es sind nur adulte Tiere mit >20 ml Mageninhalt berücksichtigt.

Regenwürmer (Lumbricidae) treten während des ganzen Jahres mit durchschnittlich mindestens 30 ml pro Magen und Quartal auf, im Frühjahr erreichen sie den höchsten absoluten (62,9 ml) wie relativen Wert (56,4%). In 40 Mägen sind sie mit mehr als 5 ml vertreten, in 24 davon bilden sie die Hauptbeute.

Wühlmäuse (Microtidae) sind in jedem Quartal vertreten, am stärksten in den Monaten November, Januar und Februar. In 6 Mägen bilden sie die Hauptbeute, machen aber übers Jahr nur 5% des Gesamtvolumens aus.

Schnecken (Gastropoda) wurden von April bis August gefressen, selten in grosser Menge (nur 7 × >5 ml). In einem Magen aus dem Mai fanden sich deren 117 ml.

Andere animalische Kost (exkl. Insekten) trat 4 × als Hauptnahrung auf und zwar von Februar bis Juni. Es handelt sich um nicht näher bestimmte Fleischstücke grösserer Vertebraten, Haare und Federn.

Wespen (Paravespula sp. *), sowohl Imagines wie Larven und Waben, wurden von August bis Oktober aufgenommen, wobei 5 × als Hauptnahrung mit Volumina bis zu 400 ml. *Hummeln* (*Bombus* sp.), fanden sich nur in einem Magen (August).

* Bestimmung durch Dr. Paul Schmid, Naturhist. Museum Bern.

TAB. 4.

Gesamttotal der einzelnen Nahrungskomponenten in Milliliter und %.

	♂ ad N = 24		♀ ad N = 48		♂ + ♀ ad N = 72	♂ + ♀ juv. N = 13	
	ml	%	ml	%	%	ml	%
Wühlmäuse	253	6,6	342	4,2	5,0	139	8,9
Regenwürmer	759	19,8	2264	28,0	25,4	373	23,9
Schnecken	131	3,4	156	1,9	2,4	93	6,0
Div.	346	9,0	385	4,8	6,1	3	0,2
Total	1489	38,8	3147	38,9	38,9	608	39,0
Wespen	478	12,5	1122	13,9	13,4	230	14,8
Hummeln	—	—	22	0,3	0,2	—	—
Engerlinge	—	—	62	0,8	0,5	—	—
Div.	8	0,2	38	0,5	0,4	8	0,5
Total	486	12,7	1244	15,4	14,5	238	15,3
Kirschen	843	22,0	1239	15,3	17,5	405	26,0
Zwetschgen	257	13,7	803	9,9	11,2	67	4,3
Mais	389	10,1	1357	16,8	14,7	183	11,7
Div.	99	2,6	290	3,6	3,2	57	3,7
Total	1858	48,5	3689	45,6	46,6	712	45,7
Steinchen	—	—	11	0,1	0,1	—	—
Total	3833		8091			1558	
∅/Magen	159,7		168,6			119,9	

Engerlinge (Melolontha sp.*)*, hat ein Dachs im Mai gefressen, andere Insekten fanden sich über das ganze Jahr verteilt, aber immer nur in geringer Menge (nur ein Magen mit mehr als 5 ml diverser Chitinresten im Juli).

Kirschen (Prunus avium) wurden entsprechend des zeitlich stark limitierten Angebots im Juli und August gefressen, dann allerdings in grosser Menge. Von den 15 Mägen mit mehr als 5 ml Kirschen bildeten diese in 14 die Hauptnahrung (max. 360 ml).

Der Konsum an *Zwetschgen* und *Pflaumen (Prunus domestica* und *insitita)* fällt in die Monate August und September, wobei in den Zwetschgen enthaltenden Mägen diese die Hauptnahrung bildeten.

In 6 Monaten haben sich Dachse intensiv von *Mais (Zea mais)* ernährt, einerseits zur Reife im Spätsommer/Herbst (August bis November), andererseits im ausgehenden Winter/Frühjahr (Februar, April), wenn auf den Feldern liegengebliebene oder sogar eingepflügte Kolben aufgenommen wurden. *Andere Pflanzenteile* (Blätter, Nadeln, Sprosse) kamen nur im Februar nicht zum Vorschein, bildeten aber nie die Hauptnahrung.

Die *Nahrung der 13 Jungdachse* unterscheidet sich qualitativ nur sehr unwesentlich von derjenigen der Alttiere (Tab. 4). Dasselbe gilt für Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern. In beiden Vergleichspaaren sind allerdings markante Teildifferenzen innerhalb derselben Nahrungskomponente festzustellen.

Erwähnt seien noch die Befunde der 53 „leeren" Mägen. In deren 25 fanden sich Regenwürmer, in 22 Blätter, Stengel und Nadeln als wohl schwer verdauliche Pflanzenreste oder Zufallsbeute; in 9 waren Chitinteile von Insekten vorhanden. Weitere 23 quantifizierbare Bestandteile (≥ 1 ml pro Magen) betreffen das übrige Beutespektrum.

Diese detaillierten Angaben lassen sich folgendermassen zusammenfassen (Abb. 2): Der Regenwurm bildet in allen vier Jahreszeiten eine wesentliche Nahrungsgrundlage, die je nach Saison durch die folgenden Nahrungsgruppen ergänzt wird: andere animalische Kost (ohne Insekten) im Winter und Frühjahr, Kirschen im Sommer, Zwetschgen, Mais und Hautflügler im Herbst. Diese Palette der Primärnahrung wird durch folgende Sekundärnahrung erweitert: Wühlmäuse, Aas, Schnecken, Laufkäfer, Engerlinge, Grillen und andere Insektenimagines sowie -larvenformen, Früchte und Samenschalen von Sonnenblumen und Getreide (Mais als einzige Sorte als Primärnahrung), Blätter von Gräsern, Kräutern, Sträuchern und Bäumen, Moose und Steinchen.

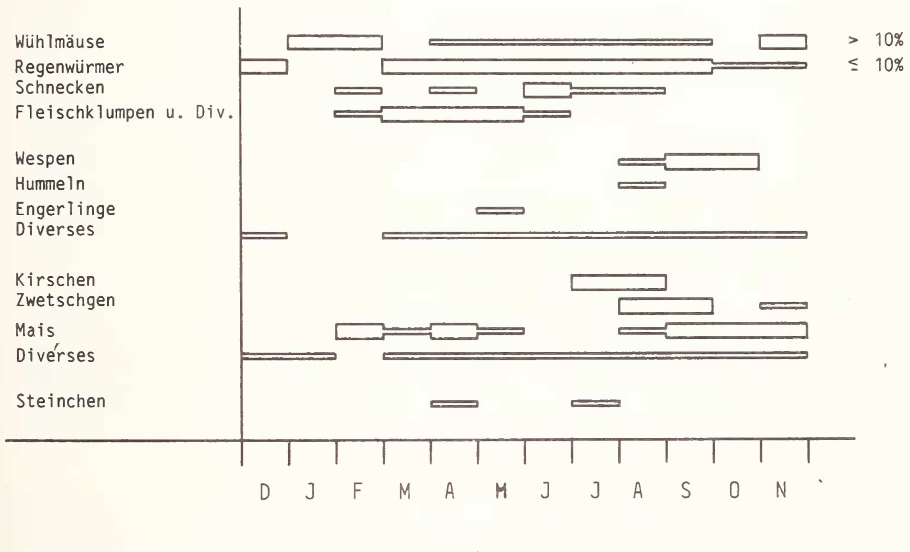


Abb. 2.

Jahreszeitliches Auftreten der verschiedenen Nahrungskomponenten.

DISKUSSION

Jede Nahrungsanalyse beinhaltet in ihrem Vorgehen gewisse Punkte, welche die wirklichen Verhältnisse nur bedingt zu widerspiegeln vermögen. Mit der Untersuchung des Mageninhalts kann die Fehlerquelle im Vergleich zu anderen Methoden relativ klein gehal-

ten werden — auf Kosten des Individuums. Der Umstand, dass wir nur Dachse untersucht haben, die tot gefunden oder wegen des Verursachens von Flurschäden erlegt worden waren, bot deshalb eine gute Gelegenheit, diesen Weg zu beschreiten, ohne in die Population eingreifen zu müssen. Da jede solche Untersuchung nur über einen beschränkten Zeitraum läuft, beschreibt sie das Nahrungsspektrum der Art in einem bestimmten Gebiet und in einem abgeschlossenen Zeitraum, in diesem Fall zehn Jahre. Gerade dieser Punkt scheint uns jedoch wesentlich, wenn die Reaktion einer Art auf die sich durch die Tätigkeit des Menschen wandelnde Kulturlandschaft studiert werden soll.

Im Grossen und Ganzen decken sich die hier vorgelegten Zahlen mit denjenigen anderer Autoren (ANDERSEN 1954, SKOOG 1970, NEAL 1977, MOUCHÈS 1981 u.a.), welche die hohe Plastizität des Dachses in Bezug auf die Nahrung betonen sowie auf saisonal deutliche Unterschiede und auf die Bedeutung von Erdwürmern *(Lumbricidae)* als Nahrung hinweisen. Bemerkenswert scheint uns die rigorose Ausnutzung kurzfristig zur Verfügung stehender Nahrungsquellen wie Kirschen (im Juli und August), Zwetschgen (August und September), Mais (September: 67% des Mais-Jahresvolumen) und Wespen (September und Oktober). Ihnen gegenüber bleibt der absolute Regenwurmanteil übers ganze Jahr auffallend konstant. Regenwürmer fanden sich nur im Frühjahr als Hauptbeute (56%), als andere Nahrungsquellen mehr oder weniger versiegt gewesen sein dürften. Die für Grossbritannien gültige Aussage der überragenden, die Populationsdichte beeinflussenden Bedeutung der Erdwürmer (KRUUK 1978, KRUUK & PARISH 1981, 1982) scheint für das bernische Mittelland nur beschränkt Gültigkeit zu besitzen. Am ehesten vergleichbar scheint uns das bernische Nahrungsspektrum mit den Angaben aus Dänemark (ANDERSEN 1954), wobei die dort in grösserer Zahl auftretenden Amphibien, Vögel und Spitzmäuse hier weitgehend fehlen und der dort im Sommer häufig gefressene Hafer hier durch Mais ersetzt wird. Inwieweit diese Aehnlichkeit durch die Methodik (Magenanalyse) mitbestimmt wird, dürfte schwierig abzuschätzen sein. Das vom Menschen bereitgestellte Angebot an Kulturpflanzen dürfte für den Dachs im Hinblick auf den Aufbau von Fettreserven zur Ueberbrückung der an Nahrungsquellen ärmeren Winterzeit von nicht zu unterschätzender Bedeutung sein. Die grosse Zahl gut gefüllter Mägen zeigt, dass die im Spätsommer und Herbst in grosser Menge zur Verfügung stehende Nahrung offensichtlich gut genutzt wird. Da diese Nahrung zudem recht energiereich ist, resultiert ein hoher Energiegewinn im Herbst. Der von KRUUK (1978) und MOUCHÈS (1981) berechnete tägliche Energieaufwand für den Grundumsatz wird mit einer Magenfüllung von rund 600 g gedeckt. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die jahreszeitlich unterschiedliche lokomotorische Aktivität, die Trächtigkeit und die Säugezeit (WANDELER & GRAF 1982) den Grundumsatz beträchtlich zu überlagern vermögen.

Sowohl die Menge, wie die Qualität der Nahrung weisen saisonale Unterschiede auf, die in Zusammenhang mit dem Fortpflanzungsverhalten, der Thermoregulation, der lokomotorischen Aktivität und der schwer zu erfassenden Grabtätigkeit zu werten sind.

RÉSUMÉ

Les contenus stomacaux de 138 blaireaux tirés ou accidentés provenant des districts de Berne, Konolfingen et Seftigen (canton de Berne) ont été analysés dans le cadre d'une étude qualitative et quantitative de la nourriture de l'espèce.

85 estomacs avaient un contenu solide de plus de 20 ml. Chez les jeunes de l'année le pourcentage d'estomacs vides était plus élevé et la quantité moyenne des contenus stomacaux des animaux présentant plus de 20 ml de contenu était plus faible que chez les adultes. Le pourcentage d'estomacs vides était le plus élevé en hiver (déc. à févr.). La quantité

moyenne des contenus stomacaux augmenta du printemps à l'automne (par trimestres), la moyenne annuelle (sans les estomacs contenant moins de 20 ml) étant de 160 ml chez les ♂ et de 169 chez les ♀.

En moyenne annuelle, les estomacs contenaient principalement des vers de terre (25%), des cerises (18%), du maïs (15%) et des guêpes (13%). Les vers de terre atteignirent un maximum (50%) au printemps, les cerises en juillet et août, les guêpes en automne et le maïs en automne et au printemps. La composition de la nourriture est à peu près la même chez les jeunes et les adultes ainsi que chez les ♂ et les ♀.

La quantité absolue de vers de terre contenue dans les estomacs reste constante tout au long de l'année. Le maïs, les cerises et les guêpes, par contre, ne sont disponibles que périodiquement, mais sont alors exploités de manière intensive. Ces dernières sources de nourriture ont probablement une grande importance pour la constitution de réserves de graisse pour l'hiver.

LITERATUR

ANDERSEN, J. 1954. The food of the Danish badger *(Meles meles danicus)* with special reference to the summer months. *Dan. Rev. Game Biol.* 3: 1-75.

KNABLE, A. E. 1970. Food habits of the red fox *(Vulpes fulva)* in Union County, Illinois. *Transact. Illinois Acad. Sci.* 63: 359-365.

KRUUK, H. 1978. Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 75-89.

KRUUK, H. and T. PARISH. 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. *J. Animal Ecol.* 50: 773-788.

KRUUK, H. and T. PARISH. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles. J. Zool., Lond.* 196: 31-39.

LÜPS, P. 1984. Gewichtsschwankungen beim Dachs *Meles meles* im bernischen Mittelland. *Jb. naturhist. Mus. Bern* 8: 273-289.

MOUCHÈS, A. 1981. Eco-éthologie du Blaireau européen *Meles meles* L.: stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires. *Thèse Univ. Rennes* 1. 130 pp.

NEAL, E. 1977. Badgers. Blandford Press, *Poole*, Dorset.

RAHM, U. und E. BORN. 1976. De l'alimentation du Blaireau. *Diana* 93: 338-341.

SKOOG, P. 1970. The food of the Swedish badger. *Viltrevy* 7: 1-120.

WANDELER, A. I. und M. GRAF. 1982. Der Geschlechtszyklus weiblicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz. *Revue suisse Zool.* 89: 1009-1016.



Revue suisse Zool.	Tome 91	Fasc. 4	p. 1017-1035	Genève, décembre 1984

Population Structure, Life Cycle and Habitat of the Pondweed Bug *Mesovelia furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae) * [1]

by

Manfred ZIMMERMANN **

With 4 Figures and 8 Tables

Abstract

Population structure and life cycle of the pondweed bug *Mesovelia furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae) were investigated on three ponds in the region of Berne (Switzerland). Laboratory reared specimens supported the observations made in the field.

Field samples (about 3000 nymphs), mass cultures of the different instars and, above all, individual rearings from hatching, revealed that *M. furcata* (both wingless and winged specimens) has but four nymphal stages, a number unusual for semiaquatic Hemiptera (Gerromorpha).

M. furcata was clearly trivoltine. Total population density increased from first to third generation and by mid-August amounted to some 600 bugs per sqm on one of the study ponds.

M. furcata hibernate as eggs in embryonic diapause, the germ band, immersed in the yolk, having assumed an elongated S-shape. Females of the first generation taken to the laboratory (24° C, 18L:6D) laid, without exception, nondiapause eggs. Those of the second generation already laid diapause eggs (about 50%), but the proportion of nondiapause eggs was much higher than in females of the third generation, which laid mainly diapausing eggs. Eggs hibernate in stems of rooted plants of the emergent zone, both above and below the water surface, and also, but less frequently, in rotting plants at the bottom of ponds. A first account of an hymenopteran egg parasitoid (*Anagrus incarnatus subfuscus* Hal., Mymaridae) of *M. furcata* is given.

---

* Part of the author's thesis.

** Zoologisches Institut der Universität, Abteilung für Wirbellose, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

[1] Poster presented at the Annual Meeting of the Swiss Zoological Society at Fribourg, March 1984.

M. furcata is strongly associated with plants of the water lily communities (Nymphaeion). In most habitats *Nymphaea alba, Nuphar lutea,* or *Potamogeton natans* were present.

INTRODUCTION

The small family Mesoveliidae (water treaders), with about 35 known species in 10 genera, has a world-wide distribution (ANDERSEN & POLHEMUS 1980, MALIPATIL & MONTEITH 1983). Virtually all of the palaearctic species belong to the cosmopolitan genus *Mesovelia*, the only exception being *Speovelia maritima*, an endemic on Japan and Ryukyu Islands. Typical habitats of most species are still waters with abundant swimming vegetation. A few species, however, prefer more hidden habitats e.g. moss covered rocks, gravel and stones along river-banks, and *M. amoena (=M. douglasensis)* on Hawaii is even known to be cavernicolous (HUNGERFORD 1917, SCHUMACHER 1919, POISSON 1933, 1957, GAGNE & HOWARTH 1975, POLHEMUS & CHAPMAN 1979, ANDERSEN & POLHEMUS 1980, ANDERSEN 1982, a.o.).

Three European species are known: *M. furcata, M. thermalis* and *M. vittigera*. Adults of these three species are morphologically easily discernible (HORVATH 1915, STICHEL 1955, POISSON 1957, NIESER 1982). The only place where *M. thermalis* has been found so far, is the thermal lake of Püspökfürdő near Oradea in Rumania (HORVATH 1915, 1929, ANDERSEN & POLHEMUS 1980). Within Europe *M. vittigera (=M. orientalis)* is confined to the Mediterranean countries (HORVATH 1929, POISSON 1933, STICHEL 1955, BAENA RUIZ 1982, NIESER 1982). Its whole distribution however extends from Africa to the Samoa Islands (ANDERSEN & POLHEMUS 1980). In Central Europe only *M. furcata* is found. Records from most European countries exist and the range of distribution covers the greater part of the Palaearctic (HORVATH 1929, STICHEL 1955, ANDERSEN & POLHEMUS 1980). The presence of *M. furcata* in our country, oddly enough, was discovered only quite recently by DETHIER & MATTHEY (1977). They mention four localities in the region of Lausanne and lake Neuchâtel, and a further population was found in the Canton of Fribourg by ZURWERRA (1978). Despite of its wide occurrence, the local distribution of *M. furcata* is not much known, probably because of its small size, cryptic colour and inconspicuous behaviour (SCHUMACHER 1919, JORDAN 1931, 1952, POISSON 1933, WESENBERG-LUND 1943).

Starting with BUTLER (1893), quite a few papers on the biology of *M. furcata* were published (LUNDBLAD 1915, 1916, 1916a, JANSSON 1916, MUELLER 1919, SCHUMACHER 1919, TEYROVSKY 1920, BUTLER 1923, EKBLOM 1930, JORDAN 1931, 1952, SOUTHWOOD & LESTON 1959, COBBEN 1965, 1968, DETHIER & MATTHEY 1977, ANDERSEN 1982, NIESER 1982). This led POISSON, already in 1933, to the conclusion that the biology of *M. furcata* was well known. This statement must, however, be denounced as an exaggeration. There is still no general agreement about voltinism, phenology and hibernating stage of *M. furcata* (NIESER 1982). The pondweed bug is described to be either, univoltine (EKBLOM 1930, JORDAN 1931, 1952, DETHIER & MATTHEY 1977, TAMANINI 1979, a.o.) or at most bivoltine (TEYROVSKY 1920, SOUTHWOOD & LESTON 1959, GALBREATH 1975). It is assumed that overwintering takes place within the egg in an embryonic diapause (EKBLOM 1930, SOUTHWOOD & LESTON 1959, ANDERSEN 1982) or else in quiescence (COBBEN 1968). Other authors state that adults (JORDAN 1931, 1952, TAMANINI 1979) or only mated females hibernate (TEYROVSKY 1920).

The aim of the present study is to answer the following questions:

— How many generations are produced per year by *M. furcata*?
— Which is the hibernating stage of the pondweed bug?
— Is the overwintering stage in diapause or only quiescent?
— What about the regional distribution of this water surface dweller?

MATERIALS AND METHODS

All data presented in this preliminary study of the biology of *M. furcata* were collected from March 1983 to April 1984. They comprise field observations as well as results of laboratory rearings.

STUDY SITES: Population structure and life cycle of *M. furcata* were studied on three different ponds. Two of them (A and B of this paper) are situated within the nature reserve Auried (FR) near Laupen (BE), the third (C) is a newly dug ornamental pond in front of our Zoological Institute in Berne. In 1978 ZURWERRA discovered *M. furcata* in the Auried and subsequently we found the populations on several ponds to be quite dense at times. A description and notes on the development of the nature reserve are given by ZURWERRA (1978). Our samples from pond A (pond 4 of ZURWERRA) were taken from the southern shore, where the vegetation consisted of a rich growth of emergent plants, such as *Typha sp., Sparganium sp., Alisma plantago-aquatica, Carex sp., Mentha aquatica* etc., and a three to five meters wide belt of floating broad leaved pondweed *(Potamogeton natans)*. On pond B (6 of ZURWERRA) no such floating zone existed. There were only small mats of swimming algae. This pond was open to the sun, whereas pond A was quite shady due to surrounding bushes. Pond C (in front of our Institute) was constructed in 1982, and, among others, the following plants were introduced in the autumn of the same year: water lilies *(Nymphaea sp., Nuphar lutea), P. natans,* bur-reed *(Sparganium sp.),* reedmace *(Typha sp.),* water plantain *(A. plantago-aquatica),* sedges *(Carex sp.),* true bulrush *(Scirpus lacustris), Hippuris vulgaris,* rushes *(Juncus sp.),* and yellow iris *(Iris pseudacorus)*.

In order to get a picture of the frequency of occurrence and the pattern of distribution of *M. furcata* in our region, many ponds between Solothurn and Fribourg were screened mainly in August and September 1983. On these ponds other surface dwellers, as well as the principal, submerged and swimming plants were recorded.

SAMPLING AND STATISTICS: Samples were taken within reach from the shore by placing a wooden frame (50×50 cm) on the water, and collecting all the enclosed specimens. The insects were brought to the laboratory in a cooling box. For inspection, and prior to preservation in 70% ethanol, they were anaesthetized with CO_2.

To determine the stages and for biometrical recordings, a dissecting microscope, fitted out with an eye piece micrometer, was used. In March and April pond A was inspected every fortnight, and from May to October weekly (the two other populations were monitored less periodically). The following relates to pond A only. In July and August 4 frames ($1 m^2$) were sampled each time. The frame was deposited as follows: 1) next to the shore; 2) in the zone of emergent vegetation; 3) in the centre of the floating zone and 4) at the outer edge of this zone. Before July and after the end of August sampling effort was not standardized in the above mentioned way. An attempt was made to catch about forty individuals each time. That sample size was big enough to be representative. Stage-specific survival rates, stage durations and numbers entering the different stages were computed according to the method of KIRITANI & NAKASUJI extended by MANLY (1976). We already

used this method successfully in our population study of *Gerris lacustris* (ZIMMERMANN *et al.* 1982).

From December to April several samples of emergent and submerged parts of rooted plants, as well as of plants rotting at the bottom of the ponds, were brought to the laboratory, and inspected for hibernating eggs of *M. furcata.*

LABORATORY REARINGS: Mass cultures and individual rearings were performed under an artificial photoperiod (18L:6D) and a temperature of about 24° C (range: 22,5—25° C). Field sampled adults were bred in polyethylene tanks (20×25×15 cm). Small pieces of styrofoam were put on the water as oviposition sites. Both adults and nymphs were fed in abundance with frozen *Drosophilae* and occasionally with some Calliphoridae. Newly moulted individuals and exuviae were counted daily; exuviae were put into 70% ethanol, and the newly moulted specimens were transferred, using a small sieve, into another box in order to keep the different stages separated. Individuals could be reared singly, from hatching to adulthood, on distilled water in small circular plastic boxes (∅ 6 cm, h 3 cm), placed on an earthed metal plate to prevent electrostatic charging. Diapausing eggs were kept for variable time periods in a fridge (T=4° C).

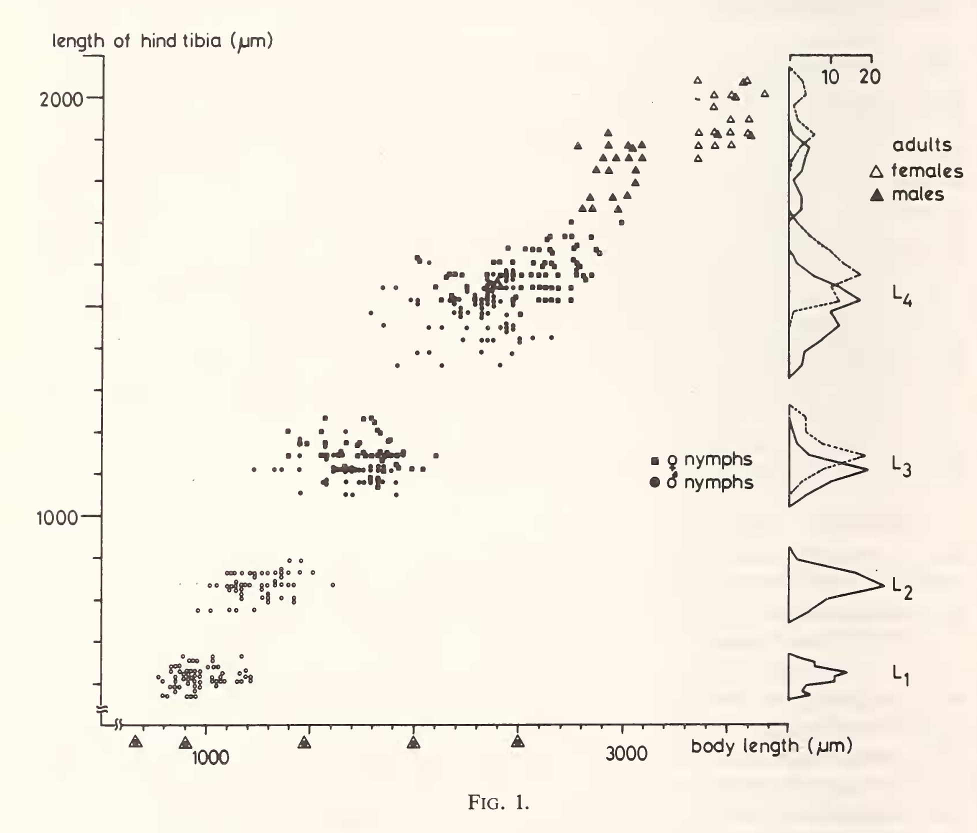


FIG. 1.

Length of hind tibia in relation to body length from first instar nymphs (L1) to adults.
The sexes are discernible from the third instar on the morphology
of the 8th and 9th abdominal sternite.
▲ body length as given by JORDAN (1931)
△ our measurements taken from a male last instar nymph depicted by ANDERSEN (1982).

RESULTS

Number of nymphal instars

The usual number of nymphal instars in semiaquatic bugs (Gerromorpha) is five (Schouteden 1921, Bertrand 1954, Poisson 1957, Tamanini 1979, Andersen 1982 a.o.). A few species have reduced this number to four, e.g. *Mesovelia cryptophila* (Hoffmann 1932), *Rhagovelia òbesa* (Cheng & Fernando 1970) and several members of the genus *Microvelia* (Frick 1949, Don 1967, Andersen 1982).

M. furcata has been considered to belong to the great majority with five preimaginal instars (Teyrovsky 1920, Schouteden 1921, Ekblom 1930, Jordan 1931, 1936, Andersen 1982 a.o.). Jordan (1931) gives a description of the five stages, which, according to him, differ in body length. Our biometrical analysis of field samples (more than 300 instars measured out of 3000 nymphs sampled), mass laboratory cultures (more than 150 adults obtained), and above all direct counting of moults in individual rearings from hatching to adulthood (20 successful cases out of 221 attempts), conclusively demonstrate the existence of only four preimaginal instars in *M. furcata*. This holds both for wingless and winged specimens. Fig. 1 shows a clear difference with no overlap between the length of hind tibiae of the nymphal stages, but at the same time the non-suitability of body length as a criterion for separating the stages. Other measures too, e.g. the head width, and morphological features, such as chaetotaxy and other structures of the body segments, characterize the four instars. A detailed description of the nymphs will be published elsewhere (Zimmermann in prep.).

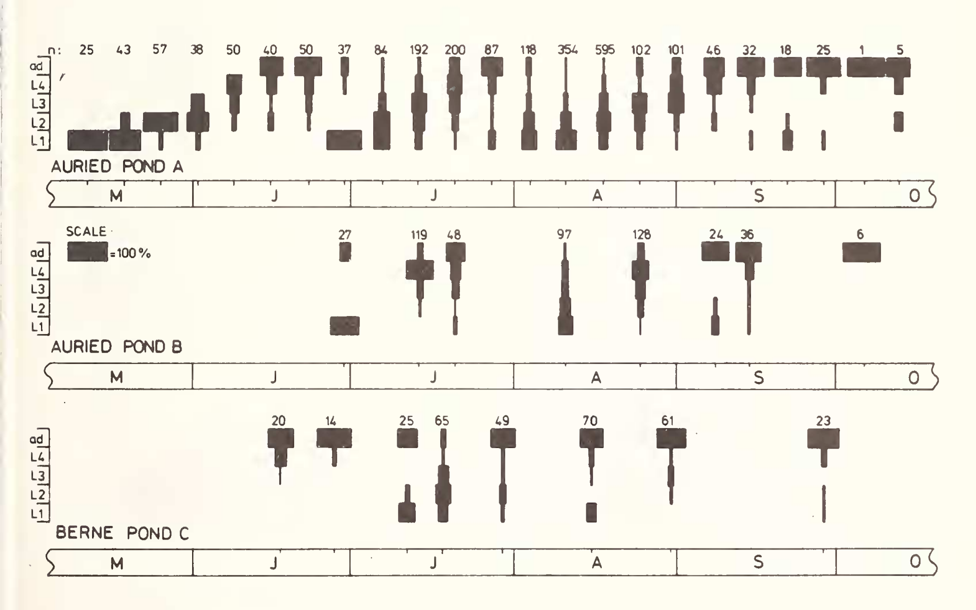


Fig. 2.

Population structure of *M. furcata* on the three ponds under study.
n: sample size; L1-L4: the four nymphal stages; ad.: adults.
The exact numbers, of the different instars sampled, are given in Table 1.

Population structure and life cycle

Results of our observations are summarized in Table 1 and Fig. 2. Specimens of *M. furcata* were found on pond A from the beginning of May to mid-October. In March and April, when adults of *Microvelia reticulata* and *Gerris argentatus* were already abundant on the water, not a single nymph or adult of *M. furcata* was seen. The first individuals belonging to this species caught in May were, without exception, first instar nymphs. At the same time, the first nymphs of *G. argentatus* made their appearance. During May, the number of first instar nymphs of *M. furcata* quickly diminished and gradually the higher instars appeared. Adults of this first generation were first observed by mid-June and proved to be abundant for only about a fortnight. They readily reproduced by implanting their eggs into stems and leaves of floating and of emergent water plants. Specimens of *P. natans*

Table 1.

Population structure on pond A. n: number of individuals of the respective instars. The horizontal lines separate the three generations. Test on even sex ratio: no sign: not significant; *1% < P < 5%; ** P < 1%.

Date	L1	L2	L3			L4			Adults			Sample
	n	n	♂♂	♀♀	n	♂♂	♀♀	n	♂♂	♀♀	n	size
11.5.	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
18.5.	34	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43
25.5.	7	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57
1.6.	1	23	5	9	14	0	0	0	0	0	0	38
8.6.	0	4	3	7	10	21	15	36	0	0	0	50
15.6.	0	4	1	1	2	7	3	10	11	13	24	40
22.6.	0	3	0	4	4	4	4	8	18	17	35	50
29.6.	32	0	0	0	0	0	1	1	0	4	4	37
6.7.	35	35	4	8	12	1	0	1	1	0	1	84
13.7.	30	57	28	34	62	18	12	30	10	3	13	192
20.7.	3	25	21	26	47	45	28	73*	35	17	52*	200
27.7.	13	5	4	2	6	9	6	15	32	16	48*	87
3.8.	45	37	6	8	14	4	5	9	7	6	13	118
10.8.	195	115	20	12	32	4	2	6	5	1	6	354
17.8.	138	197	100	81	181	29	32	61	12	6	18	595
24.8.	15	28	16	16	32	9	3	12	11	4	15	102
31.8.	3	12	17	14	31	15	12	27	21	7	28**	101
7.9.	0	2	1	0	1	8	10	18	12	13	25	46
14.9.	2	0	1	1	2	2	1	3	20	5	25**	32
21.9.	4	1	0	0	0	0	0	0	12	1	13**	18
28.9.	1	0	0	0	0	1	1	2	12	10	22	25
5.10.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
12.10.	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	3	5

TABLE 2.

Estimates of survival rates, stage durations and numbers entering the different instars of the second generation.

	survival rate ± s.e.	stage duration (in days)	number entering stages (per sqm)
L1	0,84±0,03	1,6	472
L2	0,76±0,05	2,5	395
L3	0,68±0,08	3,6	301
L4	0,50±0,10	6,4	204
adult	-	-	102

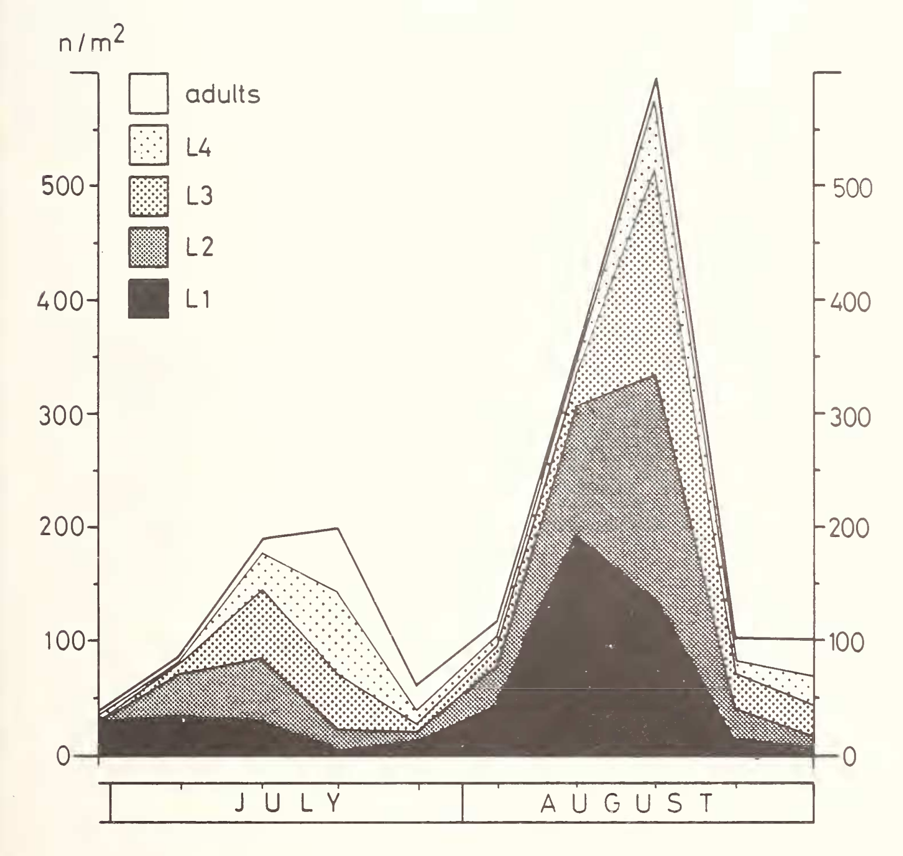


FIG. 3.

Density of the different instars and total population density as estimated from quadrat sampling (1 m²).

and *M. aquatica*, brought to the laboratory on the 22nd June, contained eggs which hatched within a week. On pond A, second generation nymphs appeared from the end of June and developed into adults within two to three weeks. By the end of July a further increase in first instar nymphs indicated the onset of a third generation, whose first adults emerged by mid-August. From September onwards adults of this third generation clearly outnumbered the nymphs. A small number of young nymphs (L1, L2), probably representing a potential partial fourth generation, observed in the second half of September, obviously did not succeed in completing development before winter set in. The findings on the ponds B and C coincide with those made on pond A.

Total population density markedly increased from the second to the third generation (Fig. 3). By mid-August, it amounted to some 600 individuals per sqm, and the population consisted mainly of L1, L2 and L3. From June to October, density of adults was always much lower than 100 individuals per sqm. Several samples showed a great excess of male adults although among nymphs sex ratio was generally well-balanced (Table 1).

The estimates of stage specific survival rates, stage durations and numbers of individuals entering the different stages are summarized in Table 2. Overall survival (L1 to adult) of 2nd generation nymphs was about 20%.

Three samples of adults from June 15th, July 20th and August 30th were used for mass culture. Females of *M. furcata* lay their eggs, with the aid of a well developed serrate ovipositor, into plant tissue (Teyrovsky 1920, Ekblom 1930, Jordan 1931, 1952 a.o.). In the laboratory, they quite willingly insert their eggs into styrofoam (Cobben 1968) where they can be inspected easily. Eggs differ in their capacity for immediate development (Table 3).

Table 3.

Direct or postponed development of eggs laid by females of the three successive generations. Nondiapause eggs hatch within two to three weeks, whereas diapause eggs suspend development at a distinct stage even under favourable conditions.

	nondiapause eggs	diapause eggs	total
1st generation (24°C; 18L:6D)	121	0	121
2nd generation (24°C; 18L:6D)	288	318	606
3d generation (24°C; 18L:6D)	78	486	564
3d generation (outdoors from 31.8. to 12.10)	0	383	383

Those of the females of the first generation all developed into first instar nymphs within two to three weeks. Only about half of the eggs laid by 2nd generation females developed in this way, the rest suspended development at a distinct stage and only resumed it after a period of diapause. Diapause begins when the germ band, being immersed in the yolk, has assumed an elongated S-shape. The protocormic appendages are not yet formed and red symbionts (COBBEN 1965, 1968) form a light reddish circle beneath the pseudoperculum. Females of the third generation kept outdoors laid only diapause eggs. Diapause could be terminated by a chilling period of six weeks (T=4° C). Transferred to a temperature of 24° C these eggs hatched synchronously within 16 to 19 days. Photoperiod obviously does not affect diapause termination, since two samples of diapause eggs, transferred from 4° C to 20° C, and kept under two photoperiods of 18L:6D and 10L:14D respectively, hatched within the same time interval.

In nature diapause eggs were found from the beginning of September (Table 4). They were inserted into both emergent and submerged parts of several species of water plants, such as *Typha sp., Sparganium sp., Scirpus lacustris, Iris sp., Carex sp.* and *Mentha aquatica*. Eggs found below, as well as above the water surface, could be kept alive under our standard laboratory conditions (24° C) and hatched quite readily, but far less synchronously than laboratory-laid eggs.

TABLE 4.

Hibernating eggs found in field samples. In brackets: number of plants inspected; —: no plants sampled.

Date, Locality	rotting, submerged plants	rooted, erect submerged plants	rooted, erect emergent plants
7.9. 83 Pond A	-	4 (6)	0 (6)
7.12. 83 Pond C	-	-	64 (10)
1.2. 84 Pond C	0 (8)	83 (9)	51 (7)
23.2. 84 Pond A	0 (7)	0 (8)	0 (17)
29.2. 84 Uebeschisee	52 (20)	53 (20)	15 (20)
10.4. 84 Pond C	0 (10)	165 (15)	127 (15)
Total	52 (45)	305 (58)	257 (75)

Miscellaneous observations

Like other gerromorphan bugs, *M. furcata* can be fed in the laboratory with small insects both fresh and deep-frozen. In the field, specimens of *M. furcata* were observed several times feeding on plant lice and emerging midges. Mutual predation among gerromorphans was never actually seen in the wild but from obviously sucked out specimens in our samples, it can be inferred to happen. In the laboratory *M. furcata* is highly cannibalistic, hatching, moulting or newly moulted individuals being especially vulnerable.

At the end of June, a female with a parasitic water mite attached to the mesothorax was caught (not on one of our three ponds but on a small lake near Thun [Uebeschisee]). Some nymphs and adults of *G. paludum* and *G. argentatus* were in part heavily infested by larvae of the same mite species, which was probably *Limnochares aquatica* (Lundblad 1927, Sparing 1959, Boettger 1972).

A plant sample of September 7th contained eggs in which quite obviously a parasite had developed and "hatched". The pseudoperculum was still in place, but at the rear end of the eggs a circular hole existed. On February 29th, about 15 parasitized eggs were found in a plant sample from Uebeschisee. From March 28th onwards, adults of the hymenopte-

Table 5.
New localities in Switzerland, where we found *M. furcata*
(the 20th locality, pond C of our study, is omitted).

Locality	Date	L1	L2	L3	L4	Adults	Total
1. Lobsigensee	24.6.	1	0	0	0	0	1
"	3.10.	0	0	0	0	48	48
2. Uebeschisee	30.6.	9	16	6	27	30	88
"	20.7.	11	16	15	14	21	77
"	12.9.	2	1	6	21	68	98
3. Uttigen	20.7.	0	0	0	0	4	4
4. Rubigen	8.8.	3	3	2	3	4	15
5. Grandsivaz	12.8.	0	0	0	0	4	4
6. Payerne	19.8.	1	10	3	4	11	29
7. Cottens	19.8.	22	15	10	2	1	50
8. Entenmoos	19.8.	1	1	1	1	4	8
9. Kl. Moossee	8.9.	0	0	0	1	1	2
10. Häftli	8.9.	0	1	0	10	78	89
11. Alte Zihl	8.9.	0	0	1	37	62	100
12. Amsold.see	12.9.	1	1	1	3	23	29
13. Dittligsee	12.9.	0	0	0	4	16	20
14. Geistsee	12.9.	0	0	0	14	67	81
15. Gerzensee	12.9.	5	16	16	9	27	73
16. Chabrey	13.9.	1	2	1	3	64	71
17. Inkwilersee	15.9.	0	0	0	1	39	40
18. Burgäschisee	15.9.	1	1	0	0	16	18
19. Bellach	15.9.	0	0	0	1	52	53

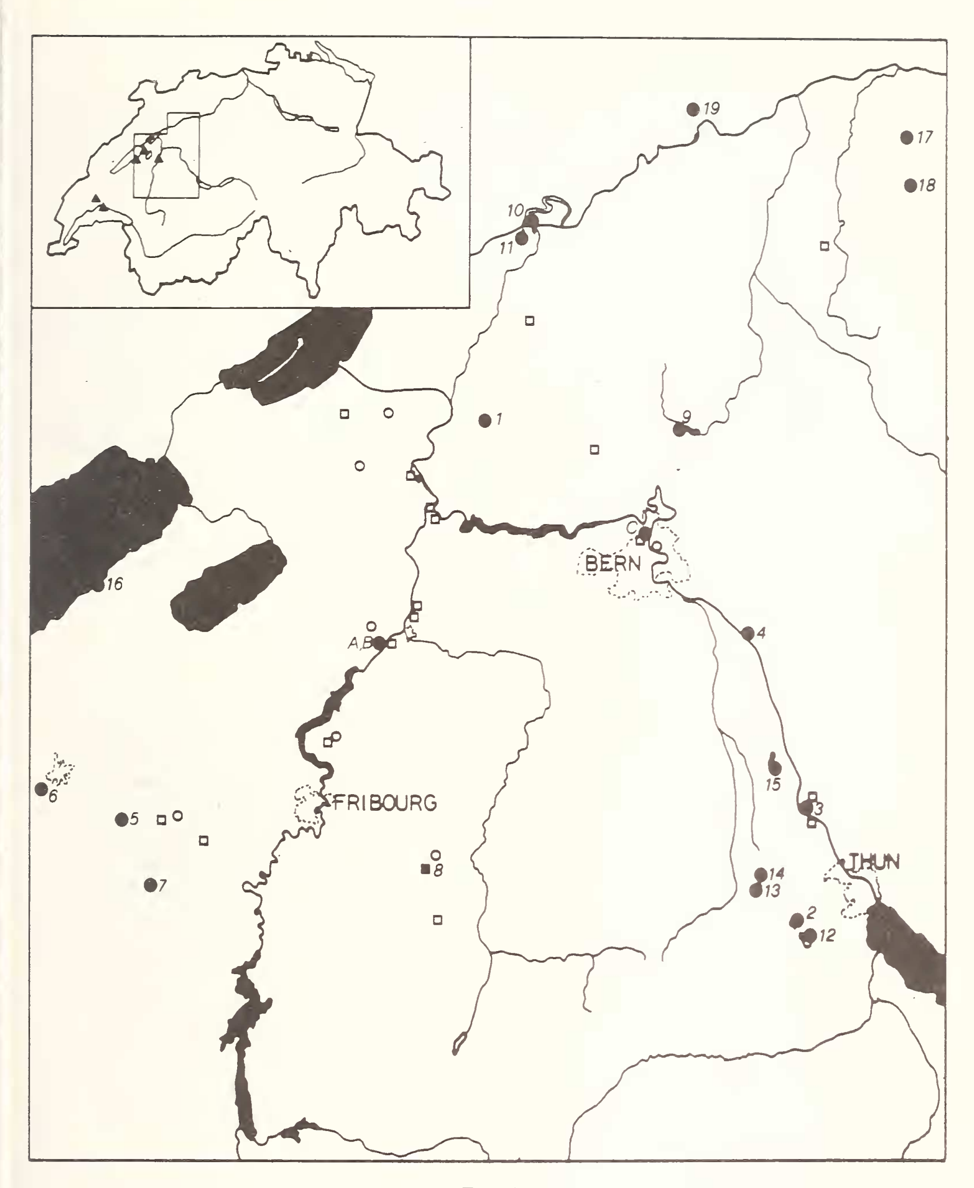


FIG. 4.

Distribution and habitats of *M. furcata* in the region Solothurn-Berne-Fribourg.

Open symbols: no *M. furcata* found
Closed symbols: *M. furcata* present

▲ (insert): published records of *M. furcata* in Switzerland (DETHIER & MATTHEY 1977, ZURWERRA 1978)

○ ● Localities where at least one species characteristic for the water lily communities **(Nymphaeion)** was found

□ ■ No characteristic members of **Nymphaeion** present. Numbers (1-19) correspond to the locality numbers in Table 5. A, B, and C: the three study ponds.

ran parasitoid *Anagrus incarnatus subfuscus* Hal. (Mymaridae) emerged from these eggs after gnawing a circular hole into the egg shell.

The adults and nymphs caught in the field were without wings or wing pads respectively. In laboratory cultures, however, winged specimens developed quite frequently. The same holds true according to our experience for the species *G. najas* and *Microvelia reticulata*, which too are generally wingless, at least in our region.

Distribution and habitat

The regional distribution of the pondweed bug in Switzerland is hardly known (Fig. 4). In addition to the five already known localities, 20 new ones were discovered, in 1983, in the region between Solothurn and Fribourg (Table 5), where *M. furcata* seems to be rather abundant. Most habitats of *M. furcata* in the explored region have a rich swimming vegetation composed mainly of *N. alba* and *Nuphar lutea* (Table 6). *M. furcata* was highly associated with plant species characteristic of the water lily communities **(Nymphaeion)** (Oberdorfer 1977) (Table 7). Generally *G. argentatus* ($C7 = 0{,}43 \pm 0{,}12$, number of ponds = 46) coexisted with the pondweed bug and *Microvelia reticulata* was negatively associated with *M. furcata* ($C7 = -0{,}39 \pm 0{,}17$; C7: coefficient of association, Cole 1949). On several occasions *Galerucella nymphaea, Donacia crassipes* and *D. versicolorea* (Chrysomelidae) were caught together with *M. furcata*.

Table 6.

Plants commonly found in the habitats of *M. furcata*.
(1) Dethier & Matthey 1977; (2) Zurwerra 1978; (3) Ekblom 1930; (4) Jastrey 1981; (5) Nieser 1981; (6) Lundblad 1916, 1936; (7) Brown 1948; (8) Pearce & Walton 1939; (9) Walton 1943; (10) Poisson 1933; (11) Schumacher 1919; (12) Jansson 1916; (13) Bollweg 1915; (14) Butler 1893; (15) Kuhlgatz 1909; (16) Stichel 1955; (17) Wesenberg-Lund 1943; (18) Lindberg 1937; (19) Tamanini 1979; (20) Lindberg 1948; (21) Brown 1943; (22) Mac Gillavry 1924; (23) Gibelli & Ferrero 1891.

plant species	number of own records	published records
Nymphaea alba	19	1, 3-6, 8, 10-12, 16-19, 22
Nuphar lutea	12	3, 6, 7, 11, 16, 18, 19
Potamogeton natans	5	2, 3, 6, 8, 9, 14
Polygonum amphibium	1	6, 8, 14, 19, 21, 22
Nymphoides peltata	0	1
Trapa natans	0	11, 23
Myriophyllum sp.	8	7, 18, 20
Potamogeton lucens	1	7, 8, 21, 22
P. sp.	-	1, 4, 5, 7, 10, 11, 13, 15, 16, 19, 20
Alisma plantago-aquatica	7	2, 8, 10, 14, 19, 20, 21
Lemna minor	4	-
Spirodela polyrrhizza	2	12
Elodea canadensis	3	8, 21
Hydrocharis morsus-ranae	0	11, 12, 16, 18

Table 7.

Association of *M. furcata* with water lily communities (Nymphaeion).

N+ at least one species characteristic of **Nymphaeion** present
N— no member of the **Nymphaeion** found
M+ *M. furcata* present
M— no pondweed bugs found
C7 Cole's (1949) coefficient of association
$\chi^2 = 24{,}31$; $C7 = 0{,}89 \pm 0{,}16$

	N+	N-	S
M+	25	1	26
M-	7	17	24
S	32	18	50

DISCUSSION

First instar nymphs from our field samples and laboratory rearings correspond in their morphology and chaetotaxy to the descriptions and figures given by Lundblad (1916a), Teyrovsky (1920) and Cobben (1978). The first instar of *M. furcata* is very similar to that of *M. vittigera* (Andersen 1982) and also of the three nearctic and neotropical species *M. mulsanti, M. amoena* and *M. cryptophila* (Hungerford 1917, 1919, Hoffmann 1932). Biometry and morphology of our fourth instar are in accordance with the data given in the literature for last instar nymphs (Bollweg 1915, Schouteden 1921, Jordan 1931, 1936, Ekblom 1930, Stusak 1980, Andersen 1982).

At present no published records are known where five different nymphal stages were ever caught together in one and the same sample (e.g. Dethier & Matthey 1977, Nieser 1981). As a rule, the number of nymphal stages is fixed in gerromorphan bugs. So far, only *Microvelia pulchella* is known to have either four or five preimaginal instars, the factors determining the actual number being unknown (Frick 1949, Andersen 1982). If it cannot be ascertained that *M. furcata* is another such exception, it is from our findings obvious that this species develops through only four nymphal instars.

Published records of nymphs and adults of *M. furcata* sampled in the field are summarized in Table 8. Young nymphs are reported from Central Europe from May to August and adults between May and October (Horvath 1915). We might, therefore, conclude that *M. furcata* has generally more than one generation per year, most probably three as found in our study. A serious analysis of voltinism requires periodical observations. As no such studies have been published so far, generation number is commonly underestimated (e.g. Dethier & Matthey 1977). The few young nymphs caught in September and October even suggest a partial fourth generation. Under laboratory conditions a small fraction of eggs laid by third generation females developed directly without prior diapause (Table 3).

TABLE 8.

Seasonal occurrence of nymphs and adults of *M. furcata* in Central Europe according to different authors.
(1) NIESER 1981; (2) ZURWERRA 1978; (3) DETHIER & MATTHEY 1977; (4) DETHIER 1975; (5) MAC GILLAVRY 1924; (6) BRINKHURST 1959; (7) BROWN 1948; (8) WALTON 1943; (9) PEARCE & WALTON 1939; (10) MUELLER 1919; (11) JORDAN 1936; (12) EKBLOM 1930; (13) LUNDBLAD 1915; (14) LUNDBLAD 1916; (15) BOLLWEG 1915; (16) LINDBERG 1948; (17) GULDE 1921; (18) POISSON 1933; (19) BUTLER 1923; (20) JANSSON 1916; (21) JACZEWSKI 1922; (22) KUHLGATZ 1911; (23) LUNDBLAD 1916a; (24) HORVATH 1915.

month	young nymphs (L1,L2)	old nymphs (L3,L4)	nymphs	adults
May			18,24	24
	8,15		18,24	24
June		11	13,18	11,21,24
	22,23		13,14,18	13,15,24
July	5	1	3,10,14,18,21,24	1,3,14,18,21,24
	15	12	3,14,16,18,21,24	3,5,15,18,21,24
August	1,22	1,22	7,19	1,3,9,13,14,17,18,22,24
		1	3,19	1,2,3,6,9,17,18,24
September			7	4,9,14,17,18,19,20,21,24
				2,4,7,9,14,18,20,24

Observed stage durations in laboratory cultures (27° C, 18L:6D) (L1: 3d; L2: 4d; L3: 3,5d; L4: 7d) correspond quite well with those estimated for free living second generation instars. Overall survival in three mass cultures ranged between 0,38 and 0,46. Mortality of all nymphal instars was about the same. The general assumptions of the method of KIRITANI and NAKASUJI extended by MANLY (1976) and its applicability are discussed by SOUTHWOOD (1978) and ZIMMERMANN *et al.* (1982).

In our laboratory cultures, females of the second generation already laid about 50% diapause eggs. As in other species with an embryonic diapause (BECK 1980), diapause in *M. furcata* is probably also determined by experiences of photoperiods and temperatures by the parental generation. GALBREATH (1976) showed that in *M. mulsanti* diapause, which occurs in the same developmental stage as in *M. furcata* (GALBREATH 1973), among

other influences, depends on the age of the ovipositing female. Whether 2nd generation females lay diapause eggs in the field remains open to question.

The controversy: hibernating as eggs versus hibernating as adults, pertains not only to *M. furcata* but to *M. mulsanti* as well. The early observations by HOFFMANN (1932) suggested overwintering in the egg stage, and GALBREATH (1973, 1975, 1976) unequivocally proved this to be so. But even in the more recent literature (BROOKS & KELTON 1967, PENNAK 1978), the imago is reported to hibernate. Our observations are in full agreement with those of GALBREATH, and therefore it seems safe to say that *M. furcata* hibernate in an embryonic diapause. Eggs can hibernate under quite different conditions: in rotting plants at the bottom of ponds, in rooted upright submerged plants at times surrounded by ice and in emergent vegetation above the water surface exposed to considerable variations of temperature. This is in contradiction to EKBLOM (1930) who found eggs only in rotting plants, and states that *M. furcata* never inserts eggs into plants in upright position.

The egg parasitoid *Anagrus incarnatus subfuscus* Hal. (DEBAUCHE 1948) is reported to attack the eggs of several species of damselflies, Odonata *(Coenagrion pulchellum, Calopteryx virgo, Lestes sp.)* (HENRIKSEN 1922, BAKKENDORF 1925, BERTRAND 1954). Obviously depending on host egg size *A. incarnatus* is either solitary (ARDITI 1980), only one parasitoid larva developing in the host egg, like in *M. furcata*, or gregarious, several larvae developing simultaneously within the same egg (BAKKENDORF 1925). *A. i. subfuscus* hibernates within the host eggs (BAKKENDORF 1925, HEDQVIST 1978, and our own observations). Another hymenopteran parasitoid, *Hydrophylax aquivolans* (Trichogrammatidae), is known to develop both in eggs of *Ischnura sp.* (Odonata) and those of *M. mulsanti* (HOFFMANN 1932a).

SCHUMACHER (1919) already suggested that *M. furcata* might not be as rare as commonly assumed, if only they were looked for at the right places: small lakes with abundant swimming vegetation. Our results fully confirm this prognosis. *M. furcata* was found to be abundant on brackish water, too (LINDBERG 1948). PEUS (1932) suggests that the pondweed bug is tyrphoxene. Neither did we find *M. furcata* on peat bogs in the Swiss Jura mountains, even when a rich swimming vegetation would have favoured their presence. Virtually nothing is known about wing length determination and adaptive value of wing polymorphism in *M. furcata.* The conclusions of ZERA, INNES and SAKS (1983): "Until more detailed information for both the genetic and environmental components of wing polymorphism become available, it will not be possible to formulate realistic models of the evolution of winglessness." are not only valid for gerrids but for mesoveliids and veliids as well (cf. GALBREATH 1975).

ZUSAMMENFASSUNG

Auf drei Weihern in der Umgebung von Bern untersuchten wir die Populationsstruktur und den Lebenszyklus des Hüftwasserläufers *Mesovelia furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae). Zuchten unter kontrollierten Bedingungen im Labor unterstützten unsere Feldbeobachtungen.

In unseren Feldstichproben (ca 3000 Larven), in Massenkulturen der verschiedenen Stadien, vor allem aber bei einzeln aufgezogenen Larven fanden wir nur vier Larvenstadien, eine ungewöhnliche Anzahl für semiaquatische Wanzen (Gerromorpha).

M. furcata war klar trivoltin. Der Hüftwasserläufer überwintert als Ei in einer embryonalen Diapause. Diapause-Eier unterbrechen ihre weitere Entwicklung, wenn der Keimstreifen (in den Dotter eingesenkt) eine S-Form erreicht hat. Symbionten bilden einen roten Ring unter dem Pseudoperculum. Weibchen der ersten Generation legten im Labor (24° C,

18L:6D) nur Subitan-Eier. Bereits Weibchen der zweiten Generation legten Diapause-Eier (ca 50%). Weibchen der dritten Generation legten praktisch nur noch Diapause-Eier, die sich unter den angegebenen Bedingungen nicht mehr weiter entwickelten. Eine sechswöchige Kältebehandlung beendete die Diapauseentwicklung. *M. furcata* überwintert im Eistadium sowohl in wurzelnden Pflanzen über und unter dem Wasserspiegel, als auch in verfaulenden Pflanzenfragmenten am Grunde der Weiher. *Anagrus incarnatus subfuscus* Hal. (Hymenoptera, Mymaridae), ein Eiparasitoide in Odonaten, befällt nach unseren eigenen Beobachtungen auch die Eier von *M. furcata*, wo er auch überwintern kann.

M. furcata ist im Untersuchungsgebiet weit verbreitet und stark an Seerosendecken (Nymphaeion) gebunden.

Acknowledgements

This paper is an integral part of a dissertation in progress. I am indebted to the project leader, Professor R. Hauser, for the interest he takes in my work, and for the constant support he lends to it. My thanks go also to Mrs. Hauser and Mr. and Mrs. S. Leuenberger for correcting and improving my English and to the president of the Auried Committee, Mr. P. Portmann, for permitting work in the nature reserve.

REFERENCES

Andersen, N. M. 1982. The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha), Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification. *Entomonograph 3,* 1982. Scandinavian Science Press Ltd., Klampenborg, 455 pp.

Andersen, N. M. and J. T. Polhemus. 1980. Four new genera of Mesoveliidae (Hemiptera, Gerromorpha) and the phylogeny and classification of the family. *Ent. scand. 11:* 369-392.

Arditi, R. 1980. A Model for the Functional Response of Parasitoids. *Revue suisse Zool. 87:* 887-893.

Baena Ruiz, M. and M. Ferreras Romero. 1982. Heteropteros acuaticos (Het. Nepomorpha, Gerromorpha) de la Sierra de los Santos y Sierra de Córdoba. *Boletín Asoc. esp. Entom. 6:* 137-145.

Bakkendorf, O. 1925. Recherches sur la Biologie de l'*Anagrus incarnatus* Haliday. *Ann. Biol. lacust. 14:* 249-270.

Beck, S. D. 1980. Insect Photoperiodism. *Acad. Press, New York*, x + 387 pp.

Bertrand, H. 1954. Les Insectes Aquatiques d'Europe. *Ed. Lechevalier, Vol. II, Trichoptères, Lepidoptères, Diptères, Hymenoptères.* 547 pp.

Boettger, K. 1972. Vergleichend biologisch — ökologische Studien zum Entwicklungszyklus der Süsswassermilben (Hydrachnellae, Acari). I, II. *Int. Revue ges. Hydrobiol. 57:* 109-152, 263-319.

Bollweg, W. 1915. Beitrag zur Faunistik und Oekologie der in der Umgebung Bonns vorkommenden aquatilen Rhynchoten, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenverhältnisse. *Verh. Naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf. 71:* 137-187.

Brinkhurst, R. O. 1959. The Habitats and Distribution of British *Gerris* and *Velia* Species. *J. Soc. Brit. Ent. 6:* 37-44.

Brooks, A. R. and L. A. Kelton. 1967. Aquatic and Semiaquatic Heteroptera of Alberta, Saskatchewan, and Manitoba (Hemiptera). *Mem. Ent. Soc. Can. 51:* 92 pp.

BROWN, E. S. 1943. A Contribution towards an Ecological Survey of the Aquatic and Semiaquatic Hemiptera — Heteroptera (Water Bugs) of the British Isles. Anglesey, Caernarvon, and Merioneth. *Trans. Soc. Brit. Ent. 8:* 169-230.

— 1948. A Contribution towards an Ecological Survey of the Aquatic and Semiaquatic Hemiptera — Heteroptera (Water Bugs) of the British Isles; dealing chiefly with the Scottish Highlands, and East and South England. *Trans. Soc. Brit. Ent. 9:* 151-195.

BUTLER, E. A. 1893. On the Habits of *Mesovelia furcata,* Muls. & Rey, *Ent. Mon. Mag. XXIX:* 232-236.

— 1923. A Biology of the British Hemiptera — Heteroptera. *Witherby, London,* VIII + 682 pp.

CHENG, L. and C. H. FERNANDO. 1970. Life history and biology of the riffle bug *Rhagovelia obesa* Uhler (Heteroptera: Veliidae) in Southern Ontario. *Can. J. Zool. 49:* 435-442.

COBBEN, R. H. 1965. Egg — life and symbiont transmission in a predatory bug, *Mesovelia furcata* Ms & Rey (Heteroptera, Mesoveliidae). *Proc. 12th Int. Congr. Ent. London*, 1964: 166-168.

— 1968. Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. *Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.* 475 pp.

— 1978. Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart — structures and feeding strategies. *Meded. LandbHoogesch. Wageningen 78-5:* 1-407.

COLE, L. C. 1949. The measurement of interspecific association. *Ecology 30:* 411-424.

DEBAUCHE, H. R. 1948. Etude sur les Mymarommidae et les Mymaridae de la Belgique. *Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belg. 108:* 1-248, 24 plates.

DETHIER, M. 1975. Hétéroptères aquatiques et Saldoidea de la collection Kappeler. *Rev. suisse Zool. 82:* 297-320.

DETHIER, M. and W. MATTHEY. 1977. Contribution à la connaissance des Hétéroptères aquatiques de Suisse. *Revue suisse Zool. 84:* 583-591.

DON, A. W. 1967. Aspects of the biology of *Microvelia macgregori* Kirkaldy (Heteroptera: Veliidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 42:* 171-179.

EKBLOM, T. 1930. Morphological and Biological Studies of the Swedish Families of Hemiptera-Heteroptera. Part II. The Families Mesoveliidae, Corizidae and Corixidae. *Zool. Bidr. Upps. 12:* 113-150.

FRICK, K. E. 1949. The biology of *Microvelia capitata* Guerin, 1857, in the Panama Canal zone and its role as a predator on anopheline larvae (Veliidae: Hemiptera). *Ann. Ent. Soc. Amer. 42:* 77-100.

GAGNE, W. C. and F. G. HOWARTH. 1975. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 6. Mesoveliidae or Water Treaders (Heteroptera). *Pac. Ins. 16:* 399-413.

GALBREATH, J. E. 1973. Diapause in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae). *J. Kans. Ent. Soc. 46:* 224-233.

— 1975. Thoracic Polymorphism in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae). *Univ. Kans. Sc. Bull. 50:* 457-482.

— 1976. The effect of the age of the female on diapause in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae). *J. Kans. Ent. Soc. 49:* 27-31.

GIBELLI, G. and F. FERRERO. 1981. Intorno allo sviluppo dell'ovolo e del seme della Trapa natans L. *Malpighia 5:* 156-218.

GULDE, J. 1921. Die Wanzen (Hemiptera-Heteroptera) der Umgebung von Frankfurt a.M. und des Mainzer Beckens. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 37:* 329-503.

HEDQVIST, K.-J. 1978. Hymenoptera. In: *Limnofauna Europaea,* 2nd ed. J. Illies (ed.), *G. Fischer, Stuttgart,* 286-289.

HENRIKSEN, K. L. 1922. Notes upon some aquatic Hymenoptera. *Ann. Biol. lacust. 11:* 19-37.

HOFFMANN, C. H. 1932. The biology of three North-American species of *Mesovelia* (Hemiptera-Mesoveliidae). *Can. Ent. 64:* 88-95, 113-120, 126-134.

— 1932a. Hymenopterous parasites from the eggs of aquatic and semiaquatic insects. *J. Kans. Ent. Soc. V:* 33-37.

HORVATH, G. 1915. Monographie des Mesovéliides. *Annls hist. nat. Mus. nation. Hung. 13:* 537-556.
— 1929. General Catalogue of the Hemiptera. Fascicle II. Mesoveliidae. *Smith College, Northampton, Mass., U.S.A.:* 15 pp.
HUNGERFORD, H. B. 1917. The life-history of *Mesovelia mulsanti* White. *Psyche 24:* 73-84.
— 1919. The Biology and Ecology of Aquatic and Semiaquatic Hemiptera. *Kans. Univ. Sc. Bull. XI:* 3-341.
JACZEWSKI, T. 1922. Pare slow o nartniku, *Mesovelia furcata* Mls. (Heteroptera, Mesoveliidae). *Bull. Ent. Pol. I:* 12-16.
JANSSON, A. 1916. Hemipterologiska meddelanden. *Entomol. Tidskr. 37:* 33-41.
JASTREY, J. T. 1981. Distribution and Ecology of Norwegian Water-bugs (Hem., Heteroptera). *Fauna norv. Ser. B. 28:* 1-24.
JORDAN, K. H. C. 1931. Zur Biologie von *Mesovelia furcata* Muls. Rey. *Isis Budissina 12:* 13-19.
— 1936. Die Larve der makropteren Form von *Mesovelia furcata* Muls. Rey. (Hem. Het.). *Isis Budissina 13:* 178-179.
— 1952. Wasserläufer. *A. Ziemsen Verlag, Wittenberg,* 32 pp.
KUHLGATZ, T. 1909. Rhynchota. In: *Die Süsswasserfauna Deutschlands, Heft 7, ed. A. Brauer:* 37-110.
— 1911. Die aquatilen Rhynchoten Westpreussens. *Ber. W. preuss. Bot. Zool. Ver. 33:* 175-222.
LETH, K. O. 1943. Die Verbreitung der dänischen Wasserwanzen. *Ent. Meddr. 23:* 399-419.
LINDBERG, H. 1937. Oekologische Studien über die Coleopteren-und Hemipterenfauna im Meere in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland. *Acta Soc. pro Fauna Flora Fenn. 60:* 516-572.
— 1948. Zur Kenntnis der Insektenfauna im Brackwasser des Baltischen Meeres. *Comment. Biol. X. 9:* 5-206.
LUNDBLAD, O. 1915. Anteckningar om vara vattenhemipterer. *Entomol. Tidskr. 36:* 186-201.
— 1916. Anteckningar om vara vattenhemipterer. II. *Entomol. Tidskr. 37:* 217-232.
— 1916a. Orthoptera, Odonata och Hemiptera Heteroptera. *Sjön Takerns Fauna och Flora 2:* 3-19.
— 1927. Die Hydracarinen Schwedens. I. Beitrag zur Systematik, Embryologie, Oekologie und Verbreitungsgeschichte der schwedischen Arten. *Zool. Bidr. Upps. 11:* 185-540.
— 1936. Anteckningar om vara vattenhemipterer. IV. *Entomol. Tidskr. 57:* 29-74.
MAC GILLAVRY, D. M. 1924. Het Naardermeer een vindplaats van *Mesovelia furcata* Muls. & Rey. *Ent. Ber. 140:* 311-315.
MALIPATIL, M. B. and G. B. MONTEITH. 1983. One New Genus and Four New Species of Terrestrial Mesoveliidae (Hemiptera: Gerromorpha) from Australia and New Caledonia. *Aust. J. Zool. 31:* 943-955.
MANLY, B. F. J. 1976. Extensions to KIRITANI and NAKASUJI's method for analysing insect stage-frequency data. *Res. Popul. Ecol. 17:* 191-199.
MUELLER, G. 1919. Beiträge zur Rhynchotenfauna Thüringens. *Ent. Mitt. VIII:* 142-149.
NIESER, N. 1981. Notes on life cycles of semiaquatic and aquatic Heteroptera in Northern Tyrol (Austria) (Insecta: Heteroptera). *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck. 68:* 111-124.
— 1982. De Nederlandse water — en oppervlakte wantsen. *Wetensch. meded. K. N. N. V. 155:* 78 pp.
OBERDORFER, E. (ed.). 1977. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I. *G. Fischer, Stuttgart, New York,* 311 pp.
PEARCE, E. J. and G. A. WALTON. 1939. A Contribution towards an Ecological Survey of the Aquatic and Semi-Aquatic Hemiptera-Heteroptera (Water-Bugs) of the British Isles. *Trans. Soc Brit. Ent. 6:* 149-180.
PENNAK, R. W. 1978. Freshwater Invertebrates of the United States, 2nd Ed. *John Wiley & Sons, New York,* XV + 803 pp.
PEUS, F. 1932. Die Tierwelt der Moore. Handbuch der Moorkunde, Bd. III. K. v. Bülow, ed. *Bornträger, Berlin,* VII + 277 pp.
POISSON, R. 1933. Note sur les *Mesovelia* de la faune française. *Bull. Soc. ent. France. 38:* 181-187.
— 1957. Hétéroptères aquatiques. Faune de France 61. *Ed. Lechevalier, Paris,* 263 pp.

POLHEMUS, J. T. and H. C. CHAPMAN. 1979. Family Mesoveliidae. In: The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera), A. S. Menke (ed.). *Bull. Calif. Insect Surv. 21:* 39-42.

SCHOUTEDEN, H. 1921. Rhynchota. In: Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe, E. Rousseau (ed.). *Lebegue, Bruxelles,* 24-100.

SCHUMACHER, F. 1919. Notiz über *Mesovelia furcata* Mls.-Rey (Hem.). *Ent. Mitt. VIII:* 195-196.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations. *Chapman and Hall, London, 2nd ed.* XXIV + 524 pp.

SOUTHWOOD, T. R. E. and D. LESTON. 1959. Land and Water Bugs of the British Isles. *Frederick Warne & Co. Ltd., London,* XII + 436 pp.

SPARING, I. 1959. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. *Parasitol. Schriftenreihe 10:* 1-165.

STICHEL, W. 1955. Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen. II. Europa (Hemiptera-Heteroptera Europae). *Vol. I. Berlin,* 168 pp.

STUSAK, J. M. 1980. Rad Plostice — Heteroptera. In: Klic vodnich larev hmyzu (Determination keys to aquatic insect larvae). *R. Rozkosny, ed. Academia, Prague,* 133-159.

TAMANINI, L. 1979. Eterotteri Acquatici. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiana 6. *Consiglio nazionale delle ricerce:* 106 pp.

TEYROVSKY, V. 1920. Ceske Vodomerky (Gerroideae). *Entomologicke Prirucky IX:* 1-51.

WALTON, G. A. 1943. The Water Bugs (Rhynchota — Hemiptera) of North Somerset. *Trans. Soc. Brit. Ent. 8:* 231-290.

WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologie der Süsswasserinsekten. *Springer, Berlin,* 682 pp.

ZERA, A. J., D. J. INNES and M. E. SAKS. 1983. Genetic and Environmental Determinants of Wing Polymorphism in the Waterstrider *Limnoporus canaliculatus. Evolution 37:* 513-522.

ZIMMERMANN, M. (In prep.) The immature stages of the pondweed bug *Mesovelia furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae): description and key to the nymphal instars.

ZIMMERMANN, M., R. HAUSER and J. HUESLER. 1982. Schätzung der stadienspezifischen Dichten und Ueberlebensraten in einer Larvenpopulation von *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Rev. suisse Zool. 89:* 941-955.

ZURWERRA, A. 1978. Beitrag zur Wasserinsektenfauna der Tümpel und Weiher von Kleinbösingen (Freiburg, Schweiz). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 67:* 85-143.